

EFFECTOS DEL TAMAÑO FLORAL Y DENSIDAD DE FLORES EN LA VISITA DE INSECTOS POLINIZADORES EN *ALSTROEMERIA PALLIDA* GRAHAM (AMARYLLIDACEAE)

EFFECTS OF FLOWER SIZE AND FLOWER DENSITY ON POLLINATOR VISITATION IN ALSTROEMERIA PALLIDA GRAHAM (AMARYLLIDACEAE)

Lohengrin A. Cavieres G.*, Alejandro P. Peñaloza G.** y Mary T.K. Arroyo**

RESUMEN

El tamaño de las flores y la densidad de éstas dentro de un parche de recursos es importante para determinar la cantidad y calidad de las visitas que reciben las flores por parte de sus polinizadores. Flores más grandes estarían correlacionadas con mayor oferta de recursos y por lo tanto serían más visitadas que flores de menor tamaño. Sin embargo, la discriminación entre flores de tamaño grande versus flores de tamaño pequeño por parte de los polinizadores, sólo tendría lugar en parches de baja densidad. Por otra parte, en condiciones de alta densidad de flores, las visitas de los polinizadores tienden a concentrarse en las flores de un mismo individuo, lo que trae como consecuencia mayores probabilidades de depresión por endogamia en especies autocompatibles. Se estudió el efecto del tamaño de las flores de *Alstroemeria pallida*, una geófito del bosque montano de Chile central, en la tasa y tipo de visita de polinizadores bajo condiciones de alta y baja densidad de flores. Se establecieron dos parcelas experimentales de 256 m² cada una. Originalmente, la densidad de flores en ambas parcelas era de 2 flores/m². En una de las parcelas la densidad de flores fue manualmente reducida a 1 flor/m², mientras que en la segunda la densidad fue dejada sin mayor manipulación. Cada parcela a su vez fue dividida en dos; en la primera mitad las flores fueron dejadas intactas, mientras que en la segunda mitad se cortó el largo de los tépalos a la mitad. Los días 28 y 29 de diciembre de 1994, entre las 9:00 y las 16:00 h, se observó por lapsos de 10 minutos seguidos de 5-10 de descanso todas las visitas realizadas por un polinizador dentro de la parcela experimental, determinando en cada caso si la siguiente flor visitada pertenecía al mismo

individuo que la anterior o a un individuo diferente. En la situación de alta densidad las flores enteras resultaron ser 4 veces más visitadas que las flores cortadas. En la condición de baja densidad en cambio las tasas de visita son similares entre flores enteras y flores cortadas. Contrariamente a lo esperado, en condiciones de alta densidad de flores habría discriminación por el tamaño de la flor, prefiriéndose las flores grandes, realizándose a su vez una mayor cantidad de vuelos entre flores de individuos diferentes. Se discute la importancia de estos patrones de visita de polinizadores en el éxito reproductivo de *A. pallida*.

PALABRAS CLAVES: Tamaño de la flor, densidad de flores, visita de polinizadores, *Alstroemeria*.

ABSTRACT

The size and density of flowers within a patch of resources is important in determining the quantity and quality of pollinators and their visitation rates. Larger flowers are usually correlated with a higher availability of resources (nectar or pollen) and therefore would be visited more frequently than smaller flowers. However, the discrimination of large versus small-size flowers by pollinators, could only occur within low density patches of flowers. In high density patches, pollinator visits tend to concentrate in flowers on one individual, thus increasing inbreeding-depression in self-compatible species. We studied the effect of flower size in the rate and type of pollinator visits in patches with high and low density of flowers of *Alstroemeria pallida*, a native geophyte of montane forest of central Chile. Two experimental plots of 256 m² were established. Initially, in both plots, flower density was 2 flower/m². In one plot flower density remained without change while in the other density was experimentally set to 1 flower/m². At the same time, each plot was split into two sub-plots; in the first sub-plot flowers were left intact while in second sub-plot each flower was cut to half of their original size. In December 28 and 29, 1994, pollinator visits were recorded

*Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

**Laboratorio de Sistemática y Ecología Vegetal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile.

in all experimental plots from 9 am to 4 pm, using fixed 10-minute observation periods separated by 5-10 minute intervals. We determined whether after one visit pollinator stayed in the same individual or moved on to a different one. In the high density plot, the uncut flowers were more visited than the cut ones. In the low density plot, however, there were no differences in the visitation rates between cut and uncut flowers. This result do not support the original expectations. In addition, in the high density plot insects visited more frequently flowers in different individuals than in the same individual. This result again does not agree with the initial expectations. We discuss the effects of visitation-rates patterns in the reproductive success of *Alstroemeria pallida*.

KEYWORDS: Flower size, flower density, pollinator visitation rates, *Alstroemeria*.

INTRODUCCION

En especies polinizadas bióticamente, la conducta del polinizador determina en gran medida la cantidad y variedad de polen que es transportado entre individuos (Waddington, 1983). La conducta de los polinizadores está determinada por el balance entre el costo energético de vuelo y la recompensa de forrajeo en las flores (Heinrich, 1979). De acuerdo a la teoría de forrajeo óptimo, los polinizadores deberían visitar parches de recursos (flores) donde obtengan una alta recompensa alimenticia, y el costo de vuelo sea el menor posible. Esta combinación se obtiene, generalmente, en parches con una alta densidad de flores, y varios estudios han documentado que las mayores tasas de visitas ocurren en parches con mayor densidad de flores (Schaal, 1978; Beattie, 1976; Handel, 1983; Waddington, 1983; Waser, 1983; Waser & Price, 1983; Levin, 1984). Sin embargo, al disminuir la densidad, la distancia entre las flores es mayor, lo que aumenta el costo de forrajeo para el polinizador. Bajo tales condiciones, un "forrajero óptimo" sólo efectuaría viajes entre aquellas flores que ofrecen la mayor cantidad de recompensa (Robertson & MacNair, 1995). Desde la perspectiva del polinizador, es imposible a distancia estimar la cantidad y calidad de la recompensa que ofrece una flor. Por esta razón se piensa que los polinizadores necesitan de una señal por parte de las flores (display) que ayude en la decisión de forrajeo (Waser, 1983).

El tamaño, forma y color son señales que utilizan las flores para atraer a los polinizadores (Faegri & van der Pijl, 1971). Generalmente, las flores de mayor tamaño, de colores vistosos y que presentan señales de colores contrastantes estarían

más asociadas a una mayor recompensa para el polinizador (Cohen & Shmida, 1993), siendo más visitadas que flores pequeñas, de colores poco vistosos y/o que no presentan señales de colores contrastantes (Waser, 1983; Barth, 1985; Sih & Baltus, 1987; Krannitz & Maun, 1991).

De acuerdo a lo planteado, las señales de las flores (e.g., tamaño de la flor) tendrían poca importancia para los polinizadores en parches abundantes de recursos (Cohen & Shmida, 1993; Robertson & Macnair, 1995). Muchas flores juntas serían altamente llamativas para un polinizador que se aproxima a un parche, y una vez dentro de él, dada la abundancia de recursos, no discriminaría por el tamaño de la flor, ya que el costo de vuelo entre flores es bajo. Por el contrario, al disminuir la densidad floral, aumentando la distancia de vuelo entre las flores, las señales florales aumentarían su importancia pasando a ser un factor relevante en la decisión de forrajeo (Kranitz & Maun, 1991).

En el presente trabajo evaluamos el efecto del tamaño de las flores, bajo condiciones de alta y baja densidad de flores, en el número de visita de insectos polinizadores en una especie geófito nativa, en el matorral montano en Chile central. De acuerdo a lo expresado con anterioridad, se espera que al disminuir la densidad de flores, aumente el número de visitas de polinizadores a las flores grandes.

MATERIALES Y METODOS

ESPECIE DE ESTUDIO

Alstroemeria pallida Graham (Amaryllidaceae) tiene una distribución altamente restringida (Garaventa, 1971; Navas, 1973; Benoit, 1989). En Chile sólo existen colectas realizadas en Portillo y Santiago entre 700 y 2.800 m s.n.m. (Bayer, 1987). Posee tallo erecto hasta más o menos postrado de 2 a 3,5 mm de diámetro. Tallo glabro de color café a verde en el ápice. El tercio inferior posee hojas escamosas y triangulares, dirigidas hacia arriba. Los bordes de las hojas del ápice se encuentran enrollados hacia adentro. Presenta una inflorescencia compleja bracteosa de primer a quinto orden (Bayer, 1987). Presenta flores de tamaño medio a grande, con hojas de corona aproximadamente de la misma longitud, exceptuando el par superior inferior que es más largo. Estambres y pistilo se encuentran exsertos de la corola, no siendo más largos que el par interior inferior. El color de la corola varía de blanco a rosado brillante; el par su-

perior interno se encuentra achurado de color café rojizo, con una banda oblicua de color amarillo.

Fryxell (1957) ha reportado autoincompatibilidad genética para este género. Uslar (1982) señala a *Alstroemeria pallida* como una especie parcialmente autocompatible (ISI = 0,48), con capacidad de autopolinización automática. El porcentaje de semillas producidas bajo polinización natural es de un 46,96% (op. cit.).

En la zona andina de Chile central, *Alstroemeria pallida* es visitada por los Himenópteros: *Alloscirtetica gayi*, *Alloscirtetica* sp., *Anthidium funereum*, *Megachile senirufa* y un Panuridae (Arroyo et al., 1982), mientras que en el matorral montano es visitada por *Eulherbstia exceleus*, *Alloscirtetica gayi*, *Trichothungus herbsti*, *Cadeguala occidentalis* y *Mourecotelles mixta* (Uslar, 1982).

SITIO DE ESTUDIO

Este trabajo se realizó en el Santuario de la naturaleza "Yerba Loca" (33°20' S, 70°20' W), en la cuenca del río San Francisco a 1.650 m s.n.m., en la zona precordillerana de Chile central. El clima predominante en esta zona es de tipo mediterráneo (di Castrí & Hajek, 1976; Peñaloza, 1996) caracterizado por una marcada estacionalidad en las temperaturas y las precipitaciones. La temperatura media varía entre una máxima de 22,9°C durante el verano a una mínima de 1,2°C en invierno (Peñaloza, 1996). Las precipitaciones se concentran en los meses de invierno con promedios anuales del orden de 715 mm con una estación seca que puede prolongarse hasta 7 meses (Peñaloza, 1996).

La vegetación de la zona de estudio se caracteriza por su gran riqueza y diversidad de formas de vida (Uslar, 1982). En el estrato arbóreo *Kageneckia angustifolia* es dominante entre los 1.500-1.800 m s.n.m., llegando a constituir manchones monoespecíficos (León, 1994). El estrato arbustivo es escaso, destacándose *Guindilia trinervis* en los espacios abiertos. Las hierbas más abundantes en este tipo de vegetación son *Valeriana stricta*, *Relbunium hypocarpium* y *Geranium berterianum*, mientras que en las anuales destacan *Calycera sessiflora*, *Plagiobothrys tinctorius* y *Calandrinia prostata* (Rundel, 1981; Uslar, 1982).

MANIPULACION DE LAS FLORES

Con el propósito de evaluar la influencia de la densidad floral en el número de visitas de polinizadores, se escogió una población de *Alstroemeria pallida*. En esta población se delimitaron dos parcelas de 256 m². En una de las parcelas se contabilizó un total de 480 flores, dando una densidad aproximada de 2 flores/m², que correspondería a la densidad natural de esta especie en nuestro sitio de estudio. En la otra parcela se redujo manualmente el número de flores hasta dejar un total de 240 flores dando una densidad aproximada de 1 flor/m². Cada parcela a su vez fue subdividida en dos subparcelas de igual tamaño. En cada parcela, las flores presentes en una de las subparcelas fueron reducidas manualmente de tamaño con la ayuda de una tijera, cortando los tépalos a la mitad. De este modo las flores presentes en estas subparcelas quedaron de menor tamaño y sin la banda de colores contrastantes. El procedimiento realizado en el campo permite tener 4 subparcelas, cada una con una diferente combinación entre tamaño y densidad de flores.

REGISTRO DE VISITAS E IDENTIFICACION DE POLINIZADORES

La actividad de visita de polinizadores a las flores de *Alstroemeria pallida* se registró los días 28 de diciembre de 1994 entre las 13:10-15:55 h y 29 de diciembre de 1994 entre las 9:00-13:05 h. En cada tratamiento se registró el número de visitas efectuadas por los polinizadores, el tipo de visita (a flores entre individuos o visita a flores del mismo individuo) y la especie de polinizador. Los intervalos de observación fueron de 10 minutos, seguidos de períodos de descanso de 10 ó 5 minutos de acuerdo a la metodología propuesta por Arroyo et al. (1982) y Kerns & Inouye (1993).

El primer día de observaciones se procedió a capturar las especies de abejas que visitaron *Alstroemeria pallida*, para posteriormente clasificarlas taxonómicamente en el Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.

TRATAMIENTO DE LOS DATOS

Para cada subparcela se calculó la tasa de visitas por flor por minuto (m) para cada período de observación según:

$$m = \frac{\text{número de visitas observadas}}{\text{total de flores en el plot de obs.}} \times \frac{1}{\text{tiempo de obs.}}$$

Con los valores calculados para cada período de observación, se estimó la tasa promedio de visitas por flor por minuto (M). Esto se obtuvo promediando estadísticamente los valores de m_i para cada subparcela. Con el propósito de estimar la existencia de diferencias significativas entre las tasas promedio, para cada valor se calculó intervalos de confianza de 95% (Sokal & Rohlf, 1995).

Utilizando un modelo propuesto por Straw (1972) y modificado por Schmitt (1983), se estimó para cada tratamiento la probabilidad de que una flor sea visitada durante el período de observación. Este modelo asume que la dinámica de visita de los polinizadores es un proceso Markoviano,

$$H' = -\sum p_i * \ln p_i$$

donde:

$$p_i = \frac{\text{\# de visitas entre individuos}}{\text{total de visitas}} \times \frac{1}{\text{\# flores observadas}}$$

RESULTADOS

Se registraron 4 especies de Himenópteros que visitan flores de *Alstroemeria pallida* en el sitio de estudio; éstas son: *Megachile* sp., *Svastrides melanura*, *Allocistertica gayi* y *Scaeva melamos-toma*. De éstas, tres corresponden a nuevos registros, diferentes a los documentados por Uslar (1982) para el mismo sitio de estudio y por Arroyo et al. (1982) para esta especie en la zona andina.

En la parcela con mayor densidad floral, las flores enteras exhiben visitas de insectos a lo largo de todo el período de observación (Fig. 1a). Por el contrario las flores cortadas presentan un patrón diario de actividad de los polinizadores menos continuo y con menor número de visitas por flor comparado con el tratamiento anterior (Fig. 1b). En la parcela de menor densidad, tanto en flores enteras como cortadas, se observa un patrón de visitas altamente discontinuo a lo largo del período de observación, comparado con los tratamientos de mayor densidad (Figs. 2a y b). Las flores cortadas recibieron más eventos de visitas que las flores enteras; incluso en un caso en que coincidieron los eventos de visita en ambos tipos de flores (12:20-12:30, Figs. 2a y b) la tasa de visitas fue mayor en las flores cortadas. Se destaca además que en el caso de las flores cortadas, a pesar de la

con visitas al azar y una distribución de probabilidades tipo Poisson. La probabilidad se estima según:

$$P = 1 - 1/e^x$$

donde x es la tasa promedio de visitas para cada tratamiento.

Con el propósito de estimar el efecto del tamaño floral y la densidad de flores en la cantidad de vuelos del polinizador entre individuos, se elaboró un índice de diversidad de vuelo, utilizando un índice de diversidad modificado del tipo Shannon-Weaver:

menor frecuencia de visitas en la parcela de menor densidad, en varias oportunidades la cantidad de flores visitadas por minuto es mayor que la parcela de mayor densidad (Figs. 1b y 2b).

A pesar de la existencia de marcadas diferencias en el patrón de visitas entre los distintos tratamientos, se pueden reconocer tres períodos de mayor actividad de visita de los polinizadores: a) alrededor de las 9:25 h; b) entre las 11:00 y 12:00 h. y c) entre las 15:00 y 16:00 h (Figs. 1a, b, 2a y b).

En la parcela de mayor densidad, la tasa promedio de visitas por flor por minuto fue significativamente mayor en las flores enteras comparada con las flores cortadas (Tabla I). A su vez, en la parcela de baja densidad no se registraron diferencias significativas en la tasa de visita promedio a flores enteras y flores cortadas, aunque esta última es levemente mayor (Tabla I). La tasa de visita a flores cortadas en la parcela de mayor densidad es muy similar al valor obtenido en flores enteras y cortadas en la parcela de mayor densidad (Tabla I).

En relación con la probabilidad de visitas, las flores enteras de la parcela de mayor densidad tienen una probabilidad de $p = 0,18$ de ser visitadas por un polinizador (Tabla I). Aunque esta probabilidad es baja, resulta ser 4 veces mayor que la registrada para los otros tratamientos ($p = 0,04$). En la parcela de baja densidad, las proba-

bilidades de visitas a flores enteras y cortadas no difieren entre sí (Tabla I).

En la parcela de mayor densidad, el valor del índice de diversidad de visitas para las flores enteras es casi 4 veces mayor que el obtenido para las flores cortadas (Tabla I). En la parcela de menor densidad, los valores del índice para flores

enteras y cortadas son similares entre sí, siendo levemente superior en el caso de las flores enteras (Tabla I). Se destaca que en la parcela de mayor densidad, las flores cortadas tienen un valor del índice de diversidad de visitas mayor que el obtenido para ambos tipos de flores en la parcela de menor densidad (Tabla I).

TABLA I. Tasa promedio de visitas por flor por minuto (M) y su desviación estándar (D.E.); probabilidad de visitas de polinizadores por flor (p) e índice de diversidad de vuelo de polinizadores (H') en parches de *Alstroemeria pallida* con distinta densidad y tamaño de flores.

TRATAMIENTO	M	D.E.	p	H'
Mayor densidad, flores enteras	0,0196	0,0134	0,18	4,41
Mayor densidad, flores cortadas	0,0042	0,0048	0,04	1,72
Menor densidad, flores enteras	0,0042	0,0091	0,04	1,27
Menor densidad, flores cortadas	0,0044	0,0092	0,04	1,21

DISCUSION

A pesar del corto período de observación, se reportan tres nuevas especies de Himenópteros que visitan flores de *Alstroemeria pallida*, sumándose a las cinco especies ya descritas por Usler (1982) para esta localidad. Lo anterior sugiere la probable existencia de variaciones interanuales en la composición de especies de Himenópteros que visitan *A. pallida*.

El mayor número de especies de Himenópteros que polinizan *Alstroemeria pallida* en nuestro sitio de estudio en comparación con lo encontrado para esta especie por Arroyo *et al.* (1982) en la zona andina, apoyaría la tendencia de disminución altitudinal de la riqueza de especies de Himenópteros propuesta por estos autores para la zona andina en Chile central, destacándose que sólo dos especies (*Allocistertica gayi* y *Megachile semirufa*) son comunes para ambas localidades. Lo anterior podría sugerirnos además un cambio altitudinal en la composición de especies de Himenópteros que visitan *A. pallida*.

Poblaciones con mayor densidad floral serían percibidas con mayor facilidad por los polinizadores (Barth, 1985), los que concentrarían su actividad de forrajeo en este tipo de poblaciones, ya que encontrarían una mayor cantidad de recursos que permitiría optimizar la relación entre costos de vuelo y beneficio por ingesta de recurso (Waddington, 1983; Jennersten, 1988). Si el polinizador

tuviera información completa acerca de la localización de una flor, de la cantidad y calidad de su recompensa, no sería esperable que su conducta de forrajeo sea influenciada por el display de las flores (Cohen & Shmida, 1993). Sin embargo, el hecho de que la mayoría de las flores que son polinizadas por animales tienen corolas grandes, con colores vistosos, sugiere que los polinizadores no tienen una información completa acerca de la cantidad y calidad de la recompensa de forrajeo, y que necesitan una señal para tomar su decisión de forrajeo. Como fue mencionado con anterioridad, se considera que el tamaño de las flores, así como la presencia de colores contrastantes serían señales importantes para los polinizadores, especialmente en condiciones de baja densidad de flores (Robertson & Macnair, 1995). Nuestros resultados no apoyan las predicciones realizadas por Krannitz & Maun (1991) y Cohen & Shmida (1993) en relación al efecto del display floral en condiciones de alta y baja densidad de flores en la tasa de visita de polinizadores, ya que es precisamente en la condición de mayor densidad donde los polinizadores discriminan con mayor intensidad entre flores grandes y flores pequeñas. Al reducir manualmente la densidad de flores la discriminación por tamaño desaparece; incluso las flores pequeñas son más visitadas (Tabla I).

Las abejas, que son los principales polinizadores de *Alstroemeria pallida*, tienen visión en el rango del azul y UV (Barth, 1985), y visitan prin-

principalmente flores con bandas amarillas en cualquiera de las partes florales (Waser, 1983). Faegri & van der Pijl (1971) mostraron que para las abejas en particular flores de mayor tamaño son usualmente asociadas con mayor cantidad de recursos y por lo tanto serían más visitadas que flores más pequeñas. En la manipulación del tamaño floral realizada en este estudio, la banda amarilla contrastante presente en dos de los tépalos fue eliminada. Pensamos que si bien es cierto que el tamaño floral es una variable de menor jerarquía que la densidad en la decisión de forrajeo del polinizador, la disminución en la cantidad de visitas a las flores pequeñas no sólo se debería a que el polinizador las asocia con menor cantidad de recursos, sino que además la ausencia de la banda amarilla las haría "invisibles" para el polinizador. Esta "invisibilidad" de las flores sería particularmente evidente en la condición de alta densidad, donde precisamente por la abundante oferta de recursos los polinizadores asegurarían una buena recompensa alimenticia visitando principalmente las flores llamativas. En el caso de las condiciones de baja densidad, la concentración de los recursos no es llamativa para los polinizadores, los cuales para maximizar su ingesta alimenticia visitarán todo tipo de flores, no discriminando entre flores grandes y flores pequeñas.

Considerando que en conjunto la parcela con mayor densidad de flores recibe más visitas que la parcela con menor densidad de flores, y que por otro lado en la parcela con menor densidad no se observaron diferencias significativas en la tasa promedio de visitas entre flores grandes y flores pequeñas y que sólo en la parcela de mayor densidad los polinizadores discriminan entre flores grandes y flores pequeñas, se sugiere que la densidad de flores sería una variable de mayor jerarquía que el tamaño de las flores en la "decisión de forrajeo" del polinizador. Esto significa que el polinizador primero elige un parche con mayor densidad de flores, y luego, una vez dentro de él, podría discriminar entre flores de diferente tamaño, de acuerdo a sus demandas energéticas. En el caso de la parcela con menor densidad, la mayor distancia entre flores demanda un mayor gasto energético en el vuelo de los polinizadores, los que visitan todo tipo de flores, sin realizar ninguna discriminación, en busca de recompensa por pequeña que ésta sea. En el caso de mayor densidad, el menor gasto energético de vuelo entre flores permite al polinizador elegir

qué flores visitar, y por lo tanto visita con mayor frecuencia aquellas flores que él asocia con mayor cantidad de recursos.

El hecho de que los polinizadores de *Alstroemeria pallida* respondan tanto a la densidad como al tamaño de las flores confirma que las señales florales son importantes en la decisión de forrajeo del polinizador, lo que confiere a la planta la capacidad de modular en forma indirecta la conducta de visita de los polinizadores (Cohen & Shmida, 1993).

El flujo de genes en poblaciones vegetales ocurre através de la dispersión de polen y semillas (Levin, 1986). Dos aspectos de la conducta de los polinizadores podrían afectar el movimiento de polen dentro de una población, a) el movimiento entre plantas que efectivamente podría movilizar polen entre individuos y b) el movimiento dentro de una misma planta (Handel, 1983; Ratchke, 1983). La gran mayoría de los estudios muestra que la densidad de flores dentro de una población disminuye fuertemente la cantidad de visitas entre individuos (Levin & Kerster, 1969; Levin, 1984; Schaal, 1978; Linhart, 1973; Beattie, 1976). Estos resultados no son confirmados en este estudio ya que contrariamente a lo esperado, a mayor densidad floral ocurre la mayor cantidad de vuelos entre individuos (Tabla 1). Por el contrario a menor densidad las pocas visitas que ocurren se realizan principalmente entre flores del mismo individuo.

El patrón de vuelo de los polinizadores tiene gran importancia en el flujo de genes y el patrón de cruzamiento en *Alstroemeria pallida*. Según nuestros resultados, la reducción en la densidad floral produce una disminución en: 1) la cantidad total de visitas por flor, 2) la probabilidad de que una flor sea visitada por un polinizador y 3) la cantidad de vuelos entre individuos, disminuyendo así el intercambio de genes entre éstos.

La disminución en la densidad aumentaría las tasas de autofertilizaciones y disminuiría las probabilidades de fecundación cruzada por dos razones: 1) la pérdida de atracción para los polinizadores que produciría una limitación para la salida de polen, aumentaría las probabilidades de autofertilización del tipo "Delayed" (Lloyd, 1980) y 2) la conducta de forrajeo de los escasos polinizadores que llegan, y concentran sus visitas en flores del mismo individuo, aumentando la probabilidad de autofertilizaciones del tipo "Competive" (Lloyd, 1980).

Para una especie autoincompatible la disminución en densidad floral aumentaría las probabilidad

des de extinción local, sin embargo *Alstroemeria pallida* es una especie parcialmente autocompatible (Uslar, 1982), en donde frente a un aumento en las tasas de autofertilizaciones producto de la disminución de la densidad floral, adquieren mucha importancia los escasos eventos de cruzamientos entre individuos no emparentados genéticamente (Waser & Price, 1983). Estos eventos, aunque escasos, disminuyen la expresión poblacional de depresión por endogamia ("inbreeding depression"), manteniendo la variabilidad genética dentro de la población y el potencial adaptativo y evolutivo de la misma.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Jaime Solervicens, del Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, por su valiosa ayuda en la identificación del material entomológico, y a Pedro León Lobos por su ayuda en la discusión de los resultados. Parte del análisis de los resultados y la redacción final de este trabajo ha sido financiada por FONDECYT 2950072 (LC) y Cátedra Presidencial en Ciencias (MTK).

BIBLIOGRAFIA

ARROYO, M.T.K., R. PRIMACK & J. ARMESTO. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile I. pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69: 82-97.

BAYER, E. 1987. Die Gattung *Alstroemeria* in Chile. *Mitt. Bot. Staatssammlung München*.

BARTH, F.G. 1985. *Insects and Flowers. The Biology of a Partnership*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 297 pp.

BEATTIE, A.J. 1976. Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. *Oecologia* 25: 291-300.

BENOIT, I.L.(Ed.). 1989. Libro Rojo de la Flora Terrestre de Chile (Primera Parte). CONAF, Santiago de Chile. 156 pp.

COHEN, D. & A. SHMIDA. 1993. The evolution of flower display and reward. *Evol. Biol.* 27: 197-243.

DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 120 pp.

FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1971. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford. 291 pp.

FRYXELL, P.A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev. (Lancaster)* 23 (3): 135-233.

GARAVENTA, A. 1971. El género *Alstroemeria* en Chile. *Anales Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 4: 63-168.

HANDEL, S. 1983. Pollination ecology, plant popula-

tion structure, and gene flow. En: L. Real (ed.) *Pollination Biology*, pp 163-212. Academic Press, New York.

HEINRICH, B. 1979. *Bumblebee Economics*. Harvard University Press, Harvard. 245 pp.

JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Cons. Biol.* 2: 359-366.

KEARNS, C.A. & D.W. INOUE. 1993. *Techniques for Pollination Biologist*. University Press of Colorado, Niwot, Colorado. 583 pp.

KRANNITZ, P.G. & M.A. MAUN. 1991. An experimental study of floral display size and reproductive success in *Vivurnum opulus*: the importance of grouping. *Canad. J. Bot.* 69: 394-399.

LEON, P. 1994. Efecto del espaciamiento entre plantas en la producción de frutos y semillas en *Kage-neckia angustifolia* Don., un árbol dioico del bosque esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 95 págs.

LEVIN, D.A. 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. *Evolution* 38:116-127.

LEVIN, D.A. 1986. Breeding structure and genetic variation. En: M. Crawley (ed.), *Plant Ecology*, pp. 271-281. Blackwell Scientific Pub., Oxford.

LEVIN, D.A. & H. KERSTER. 1969. Density-dependent gene dispersal in *Liatriis*. *Am. Nat.* 103: 61-73.

LINHART, Y. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *Am. Nat.* 107: 511-523.

LLOYD, D.G. 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. En: O. Solbrig (ed.), *Demography and Evolutions of Plant Populations*, pp. 67-88. Blackwell Sci. Pubsh., New York.

NAVAS, P.A. 1973. Flora de la cuenca de Santiago de Chile (Tomo I). Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. 301 pp.

PEÑALOZA, A. 1996. Consideraciones microclimáticas en la sobrevivencia de semillas y plántulas de *Kage-neckia angustifolia* Don. Una especie del bosque esclerófilo montano. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 78 pp.

RATCHKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: L. Real (ed.) *Pollination Biology*, pp. 305-330. Academic Press, Inc., New York.

ROBERTSON, A.W. & M.R. MACNAIR. 1995. The effect of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. *Oikos* 72:106-114.

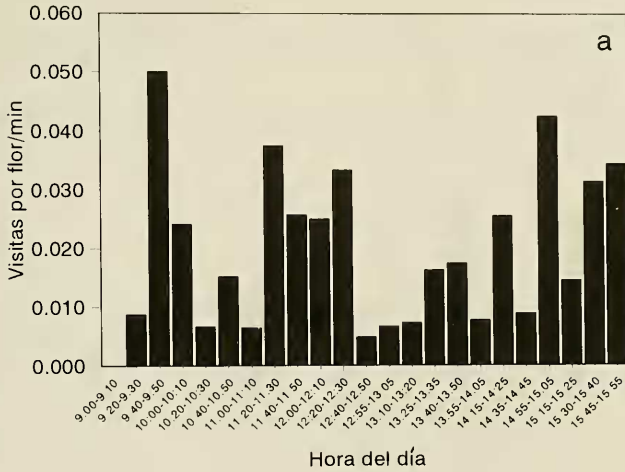
RUNDEL, P. 1981. The matorral zone of central Chile. En: F. di Castri, D.W. Goodall y R.I. Specht (eds.), *Ecosystems of the World: Mediterranean Type Scrublands*, pp. 175-201. Elsevier Sci. Pubsh., Netherlands.

SCHAAL, B.A. 1978. Density dependent foraging on *Liatriis pycnostachya*. *Evolution* 32:452-454.

SCHMITT, J. 1983. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen

- dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution* 37:1247-1257.
- SIH, A. & M.S. BALTUS. 1987. Patch size, pollinator behaviour, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68:1679-1690.
- SOKAL, R. & F.J. ROHLF. 1995. *Biometry*. 3rd edition. W.H. Freeman and Company, New York. 859 pp.
- STRAW, M. 1972. A Markovian model for pollinator constancy and competitions. *Am. Nat.* 106:597-620.
- USLAR, P. 1982. Sistemas de reproducción de plantas: zona ecotonal entre la zona andina y el matorral esclerófilo de Chile central. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 205 pp.
- WADDINGTON, K.D. 1983. Foraging behavior of pollinators. En: L. Real (ed.) *Pollination Biology*, pp. 213-241. Academic Press, Inc. New York.
- WASER, N. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. En: L. Real (ed.) *Pollination Biology*, pp. 242-286. Academic Press, New York.
- WASER, N. & M. PRICE. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. En: C. Jones & R. Little (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*, pp. 341-359. Van Nostrand-Reinhold Pub.

ALTA DENSIDAD-FLORES ENTERAS



ALTA DENSIDAD-FLORES CORTADAS

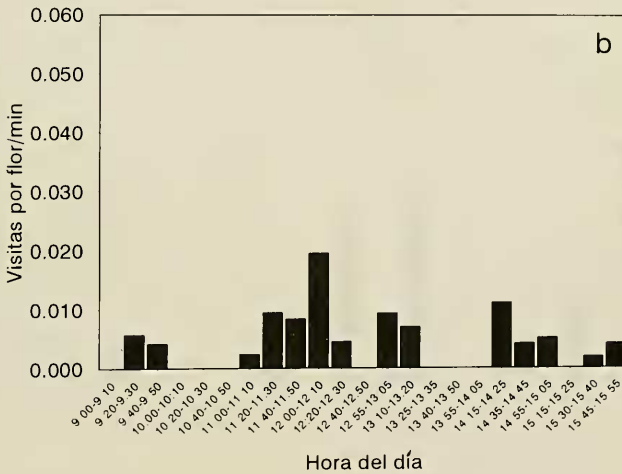
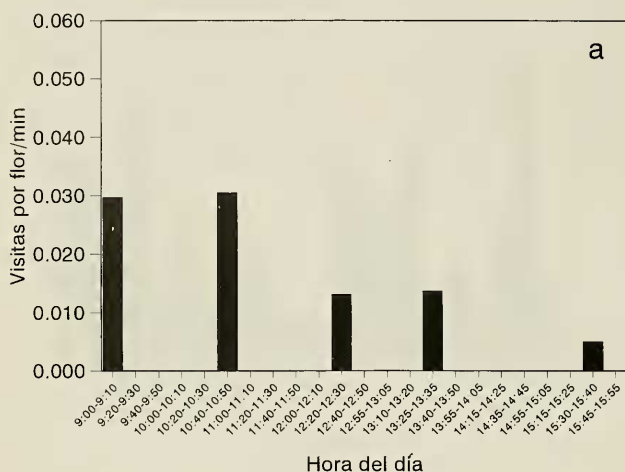


FIGURA 1. Distribución a lo largo del período de observación de las tasas de visitas de polinizadores a flores enteras (a) y cortadas (b) de *Alstroemeria pallida* en condiciones de alta densidad de flores.

BAJA DENSIDAD-FLORES ENTERAS



BAJA DENSIDAD-FLORES CORTADAS

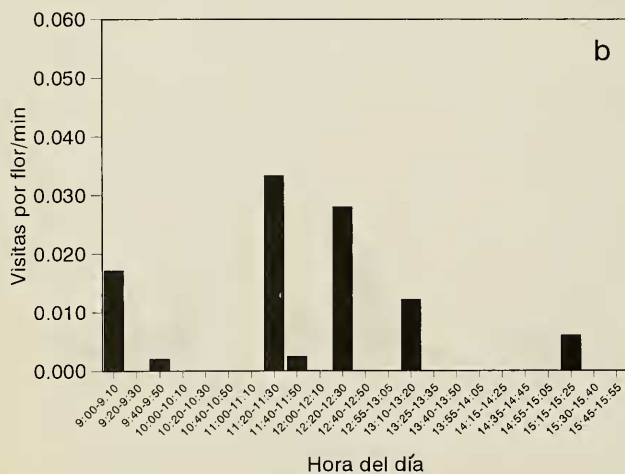


FIGURA 2. Distribución a lo largo del período de observación de las tasas de visitas de polinizadores a flores enteras (a) y cortadas (b) de *Alstroemeria pallida* en condiciones de baja densidad de flores.